Die Abhängigkeit der Entwicklungs- und Reaktionsgeschwindigkeit bei Pflanzen und poikilothermen Tieren von der Temperatur.

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Berlin.

AGAD. BIBL.

Von

Oskar Prochnow

aus Wendisch-Buchholz.

Tag der Promotion: 15. April 1908.

147

Referenten:

Professor Dr. F. E. Schulze.
Professor Dr. Schwendener.

Druck:
E. Fechners Buchdruckerei (H. Scholz) Guben.

I.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit bei Pflanzen u. poikilothermen Tieren von der Temperatur.

Die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Außen- und demnach auch Eigentemperatur der Poikilothermen ist für Landpflanzen unseres Klimas, namentlich für Lupinus albus, Pisum sativum, Vicia faba, Zea Mais und Triticum vulgare näherungsweise seit der Publikation Köppens über „Wärme und Pflanzenwachstum“[1]) bekannt. Doch habe ich nirgends bei Erwähnung der Köppenschen Resultate in Handbüchern der Physiologie einen Versuch gefunden, den Verlauf der Entwicklungskurve zu erklären, d. h. die Zweckmäßigkeit von Reaktionen, wie sie durch die Kurve dargestellt werden, aufzudecken. Auch über die Lage von Wachstumsoptimum zum Maximum und Minimum, sowie über die allgemeinen Beziehungen der Kardinalpunkte verschiedener Organismen ist man unter den Botanikern gut orientiert, während zoologischerseits das ganze Arbeitsfeld eben erst anfängt, beackert zu werden. Die Physiologie der Tiere ist noch vorwiegend Physiologie des Menschen und der Haustiere, während die Physiologie der poikilothermen Tiere augenscheinlich sehr vernachlässigt ist.

1. Temperaturmaxima und -Minima für Pflanzen und poikilotherme Tiere.

Die Temperaturextreme, das Maximum und Minimum, sind diejenigen kleinen Bereiche der vitalen Temperaturzone, oberhalb bezw. unterhalb deren das Leben nach längerer oder kürzerer Zeit gewaltsam zum Stillstand gebracht wird; es tritt der Wärme- oder Kältetod ein. Bei der Bestimmung der Extreme sind oft verschiedene Forscher zu widersprechenden Ergebnissen gekommen oder doch zu so abweichenden Werten, daß die Differenzen nicht der individuellen Variabilität zugeschrieben werden können. Dieses Faktum erklärt sich wenigstens z. T. daraus, daß man bei der Bestimmung der Extreme die Zeit in Rechnung ziehen

muß, innerhalb deren der Organismus der anormalen Temperatur ausgesetzt wurde. 2—$2^1/_2$ Stunde lang ertragen z. B. viele Eier oder Puppen von Schmetterlingen und anderen Insekten Temperaturen von + 42 bis + 44° C, während sie nach vierstündigem Aufenthalt im Thermostaten für + 44° oft absterben. Temperaturen von + 37° werden von denselben Versuchsobjekten 2—3 Tage ohne Schaden ertragen, während die gesamte Entwicklung bei weitem nicht von allen daraufhin untersuchten Arten bei so hoher Temperatur absolviert werden kann.

Ähnliche Beobachtungen wurden auch bei Pflanzen gemacht. Nach den Untersuchungen von Max Schultze („Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen" 1863. p. 48) liegt die auf die Staubblatthaare der Tradescantia virginica, die Brennhaare der Urtica urens und die Zellen in den Blättern von Vallisneria spiralis tödlich wirkende Temperatur zwischen + 47° und + 48° C. Julius Sachs (Ges. Abh. u. Pflanzenphys. Bd. I. Leipzig, 1892) dagegen, der nicht wie Max Schultze 2—3 Minuten als Expositionszeit wählte, sondern 10 Minuten, fand das vitale Temperaturmaximum für Vallisneria spiralis bei + 45° C. (nach Bachmetjew [2].)

Obwohl sich demnach die Lebensfähigkeit der Tiere und Pflanzen beim Temperaturexperiment als eine Funktion nicht nur der Temperaturhöhe, sondern auch und zwar in höherem Grade, als man a priori annehmen möchte, der Expositionsdauer zeigt, so sind doch viele der Einzelbeobachtungen, auch wenn Zeitangaben fehlen, zumal dann brauchbar, wenn dadurch die Nullpunkte der Wachstumsfähigkeit in die der Art entsprechenden oberen und unteren Grenzen für Maximum und Minimum eingeschlossen werden. Ich unterlasse es, detaillierte Angaben über die Werte der Temperaturextreme zu zitieren, wie sie sich in pflanzenphysiologischen Handbüchern zahlreich finden, sondern hebe nur einige bezeichnende Zahlen heraus, um sie zu den Befunden an poikilothermen Tieren in Beziehung zu setzen.

Bei den höheren Pflanzen liegt gewöhnlich das Maximum zwischen + 26° und 46° C, das Wachstumsminimum zwischen 0 und + 16° C. Für viele unserer nordischen Pflanzen liegt das Keimungsminimum unter + 4,5° C, für Mais, Tabak, Gurke, Kürbis dagegen bedeutend höher, etwa von + 10 bis 18° C. Das Temperatur-Maximum der tropischen und subtropischen Gewächse überragt jedoch nicht um den gleichen Betrag das Maximum der einheimischen Pflanzen gemäßigter Zone, so daß die vitale Temperaturbreite dort geringer ist als in unserer Gegend. Es zeigt sich auch darin wie in fast allen Funktionen des Plasmas eine Anpassung an die Lebensverhältnisse: in den Ländern, in denen die durchschnittlichen Temperaturschwankungen größere Werte

aufweisen, ist auch die vitale Temperaturzone breiter als in den Gebieten mit mehr konstanten Temperaturen.

Ob hier eine individuelle oder generelle Anpassung, ob eine Wirkung der Fähigkeit zu beurteilten zweckmäßigen Reaktionen oder eine Wirkung der Naturauslese im Kampfe ums Dasein stattgefunden haben mag, soll hier nicht diskutiert werden. Beide Möglichkeiten sind nicht ohne weiteres abzuweisen. Darüber geben auch die Akkommodationsversuche keine unzweideutige Auskunft, denn wir erfahren nichts von dem Vorgange selbst: es ist dabei nicht zu konstatieren, ob eine Auswahl des Passendsten nach dem Absterben der „nicht so Variierenden" oder ob Anpassung im Sinne des Neo-Lamarckismus eingetreten ist. Dennoch sind die Resultate beachtenswert:

Durch allmähliche Akkommodation kann ein gewisses Hinausrücken des Maximum und Minimum erreicht werden. Nach Dieudonné läßt sich das Minimum von Bacillus anthracis allmählich von + 12 bis 14^0 C auf 10^0 bringen. Derselbe Autor konnte durch allmähliche Steigerung der Temperatur und wiederholtes Umimpfen das Maximum des Bacillus fluorescens von 35 auf $41{,}5^0$ C erhöhen und Tsiklinsky gelang es, das Maximum des Bacillus subtilis im Laufe von 30 Generationen von + 50 auf 58^0 C zu steigern. „Übrigens scheinen die vorausgegangenen Kulturbedingungen auch auf das Temperaturbedürfnis der höheren Pflanzen einen gewissen Einfluß ausüben zu können. Wenigstens deuten darauf hin die Erfahrungen, daß das Keimungsminimum der unter verschiedenen Bedingungen erwachsenen Samen etwas verschieden ausfällt und daß die Entwicklungszeit merklich abgekürzt ist, wenn der im Norden gereifte Getreidesame bei uns zur Aussaat verwandt wird." (3. p. 691.)

In alledem offenbart sich das Prinzip der Oekonomie: was nicht nützlich, nicht notwendig ist, wird vom Plasma nicht geleistet, wenngleich es, wie man aus anderen Daten erschließen kann, erreichbar ist. Es gibt nämlich Lebewesen, die unter solchen anormalen Temperaturverhältnissen existieren, an die sich höhere Tiere und normale Landpflanzen im Laufe von absehbaren Generationsketten offenbar nicht anpassen könnten. Zwar sind die Berichte über die Beobachtungen der Temperaturextreme für gewisse niedere Algen in heißen Quellen Amerikas — wie sie sich z. B. bei Pfeffer 3. p. 88 ff. zitiert finden — wahrscheinlich auf ungenaue Messungen zurückzuführen, doch muß als sicher gelten, daß es Pflanzen — thermophile Bakterien — gibt, die erst bei Temperaturen zu wachsen anfangen, bei denen höhere Landpflanzen nicht mehr gedeihen. Beobachtungen von Hoppe-Seyler[4]) sprechen nämlich dafür, daß viele von jenen Fällen, in denen Organismen bei sehr hoher Temperatur gefunden wurden,

auf fehlerhaften Messungen beruht haben mögen. Hoppe-Seyler untersuchte z. B. eine Anzahl der zahlreichen heißen Quellen bei Monte Grotto in der Nähe von Padua und stellte fest, daß Quellen mit Wassertemperaturen von 70° und darüber keine Algenvegetation aufwiesen und daß grüne Algen nur an den Stellen wuchsen, wo die Temperatur kaum über 50° betrug. In der Nähe eines Strahles heißen Wasserdampfes, der auf Ischia aus einer Spalte tritt, fanden sich in wasserdampfgesättigter Luft Algen bis zu einer Temperatur von 64,7° C. Auf Lipari fand dieser Autor eine Quelle mit 60° als Wassertemperatur, in deren Lauf von den Stellen an eine Algenvegetation gedieh, wo die Temperatur 53° betrug.

Bei Battaglia sah Hoppe-Seyler ganz nahe einer Stelle, wo sich heiße Quellen in einen Graben ergossen, große Schwärme kleiner Fische. An der Oberfläche betrug die Temperatur des Wassers 44,3 bis 45°; dort aber hielten sich die Fische nicht auf, sondern in tieferen Schichten, wo die Temperatur erheblich tiefer war, nämlich schon 13 cm unter der Oberfläche 25,15° C betrug. Näherten sich Fische der Oberfläche, so starben sie oft ganz plötzlich, offenbar an Wärmestarre. Hoppe-Seyler hält es demnach nicht für unwahrscheinlich, daß die Angaben, nach denen Organismen bei Temperaturen bis 98° C leben sollen, auf Täuschungen beruhen, wie sie auch in diesem Falle leicht hätten eintreten können, wenn man die Temperatur nur an der Oberfläche gemessen hätte.

Damit stimmt auch folgendes Resultat[5]) an Sporen, die ja im allgemeinen sehr widerstandsfähig sind: Sporen von Spirogyra decimina reagierten nur selten (2%) nach Erwärmen mit Wasser auf 55° auf eine außerordentlich verdünnte alkalische Silberlösung durch Abscheiden des Silbers, bei 60° nur ganz schwach durch Bräunung. Da eintretende Schwärzung als Zeichen der Abscheidung des Silbers nur bei lebenden Zellen eintritt, so kann diese Temperatur für diesen Fall als obere Grenze angesehen werden.

Ist somit die Lage des höchsten Temperaturmaximums auch nicht näherungsweise fixiert, so wird wohl als einstweilen mit Sicherheit festgestelltes tiefstes Temperaturminimum — 1,8° C für die Algen von Spitzbergen gelten dürfen.

Für poikilotherme Tiere, namentlich Schmetterlinge, ist eine große Menge einzelner Daten über die Lage des vitalen Temperaturmaximums von P. Bachmetjew (2. p. 36—50) zusammengestellt. Doch sind die meisten dieser Angaben bei Forderung einer gewissen wohl erreichbaren Exaktheit nicht brauchbar, da die „maximale Temperatur" meist nicht im Körper des Insektes selbst, sondern in dem umgebenden Medium gemessen wurde und außerdem die Dauer der Exposition in einigen Fällen zu gering

war, so daß wahrscheinlich die Eigentemperatur des Insektes von der Außentemperatur nur schwach beeinflußt worden ist. Ich entnehme dieser Zusammenstellung folgende Einzelheiten: Bei M. Standfuß (Ins.-Börse 1894) überstanden Puppen von Vanessa c album, urticae, io, antiopa, atalanta, cardui und Eier von Arctia fasciata, Dasychira abietis, Lasiocampa pruni und pini während einiger Tage Temperaturen bis zu + 40° C; Raupen von diversen Agrotis, Mamestra, Hadena, Mania, Naenia, Leucoma, Mithymna, Caradrina, Rusina und Plusia züchtete derselbe Autor (nach „Handbuch d. pal. Großschmett.") bei Temperaturen bis + 35° C. Bachmetjew selbst fand die höchste Eigentemperatur einer noch lebenden Saturnia pyri bei + 46° C, nachdem der Falter bereits sehr unruhig geworden war, als die schnell steigende Temperatur 39° erreichte.

Nach meinen unten aufgezeichneten Versuchsergebnissen ist es jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit zu erwarten, daß die Lebensfähigkeit bei so hoher Temperatur schnell erlischt, wenn die Temperatur mehrere Stunden auf diesem Punkte gehalten wird. Meine Experimente zeigten in vielen Fällen ein Absterben von Insekten-Eiern und -Puppen selbst unter der Bluttemperatur des menschlichen Körpers, obwohl die Versuchsanordnung nach den Ergebnissen der Vorversuche so getroffen war, daß möglichst hohe Temperaturen ertragen wurden. Es hatte sich nämlich gezeigt, daß Vanessa-Puppen Temperaturen von 44—46° leichter ertragen, wenn die relative Feuchtigkeit dem Sättigungspunkte möglichst nahe lag und demgemäß die Transpiration sehr herabgesetzt war. Demzufolge wurde in jeden der verwendeten Thermostaten ein Wasserbehälter gesetzt oder der Boden mit angefeuchtetem Sande bedeckt.

Es starben nach der Exposition ab:

Spezies	Expositionsdauer in Stdn.	Temp.-Durchschnitt
Limnaeus (spec?)-Eier	60	36,3° C
Microgaster nemor.-Puppen	60	36,6° C
Teleas (spec?)-Puppen	72	36,5° C
Naenia typica-Eier	42	36,3° C
Euproctis chrysorrhoea-Eier	120	36,3° C
E. chrysorrhoea-Puppen	240	36,0° C
Leucoma salicis-Puppen	114	36,3° C

Die untere Wachstumsgrenze liegt allgemein für höhere wie niedere Pflanzen und poikilotherme Tiere in der Nähe des Eispunktes oder nur um wenige Grade darüber, während die poikilo-

thermen Organismen selbst sehr tiefe Temperaturen lange Zeit in einem lethargischen Zustande ertragen können.

Zusammenfassend können wir demnach sagen: Im Gebiete der menschlichen Bluttemperatur oder nur um wenige Grade darüber beginnt bei den meisten namentlich den höheren Pflanzen und den poikilothermen Tieren eine schädliche Wirkung der Temperatur einzusetzen, die sich mit der Dauer der Exposition steigert. Je höher die Temperatur über die Wachstumsgrenze steigt, desto kürzere Zeit wird sie ohne Schädigung ertragen. Niedere Temperaturen wirken nicht im gleichen Grade schädlich wie hohe, sondern werden lange Zeit von den wechselwarmen Organismen ertragen, während das Wachstum im allgemeinen in beiden Reichen schon wenige Grade über dem Gefrierpunkt des Wassers erlischt.

2. Die anobiotischen Zustände von Pflanzen und poikilothermen Tieren als Folgen der Einwirkung anormaler Temperaturen.

Als ich die Entwicklungsgeschwindigkeit der Limnaeus-Embryonen bei den verschiedenen Temperaturen in der unten skizzierten Weise berechnen wollte, da bemerkte ich, daß bereits bei $+32^0$ C eine negative Entwicklungsgeschwindigkeit resultieren würde, d. h. es war nicht nur während der Exposition im Thermostaten für $+32^0$ ein Entwicklungsstillstand eingetreten, sondern es folgte auch der Exposition ein etwa 30 Stunden andauernder lethargischer Zustand beim Verweilen der Eier im Thermostaten für $+21^0$, der als eine Nachwirkung der anormalen Temperatur angesehen werden muß. Es dauerte also einige Zeit, bis sich die Embryonen von der Exposition soweit erholt hatten, daß die normale Entwicklung wieder einsetzen konnte. Sie leben gewissermaßen aus dem einer Betäubung ähnlichen Zustande allmählich wieder auf. Derartige anobiotische Zustände sind bereits früher bei den Temperaturexperimenten mit Lepidopterenpuppen festgestellt worden; sie sind sowohl beim Experiment mit stark erhöhter Temperatur, etwa $+42$ bis 46^0 C, wie beim Experiment mit stark erniedrigter Temperatur, etwa -5 bis -12^0 C, zu beobachten.

Den anobiotischen Zuständen beim Kälteexperiment, sowie der Lage der Temperaturgrenzen, innerhalb deren die Temperatur anobiotische Zustände der Tiere hervorruft, schenkte P. Bachmetjew [2 u. 6]) seine Aufmerksamkeit. Die Temperatur wurde im

Insektenkörper selbst gemessen und zwar mittels eines eigens für diese Versuche konstruierten „elektrischen Thermometers", das auf den Eigenschaften der Thermoelemente basierte und hier, damit das Insekt nicht bald abstarb, Nadelform erhielt. Das Thermometer war natürlich vor den Versuchen empirisch geeicht. Bachmetjew bezeichnet mit „kritischem Punkt" (K_1) eines Insekts diejenige Temperatur, bis zu welcher die Säfte im Insekt unterkühlt werden können, ehe dieselben zu erstarren beginnen, worauf die Temperatur des Insektes bis zum normalen Erstarrungspunkt (N) der Insektensäfte steigt. (2. p. 80.) Der Erstarrungsprozeß entspricht also genau dem bei unterkühlten Lösungen allgemein zu beobachtenden. In der Regel stirbt ein Insekt dann, wenn bei der Abkühlung der kritische Punkt zum zweiten Male unterschritten wird (K_2). Die Lage des kritischen Punktes K schwankt für verschiedene Arten und Individuen derselben Art, ja für verschiedene Zustände desselben Tieres innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Die Unterkühlungsgröße (K_1—N) ist wie bei Lösungen abhängig von der Abkühlungsgeschwindigkeit; doch läßt sich keine einfache Beziehung ausfindig machen. „Der Unterkühlungsgrad der Säfte der normalen Exemplare liegt bei Männchen tiefer als bei Weibchen." Der Säftekoeffizient (= Gehalt an Wasser, geteilt durch das Gewicht des Insektes) ist etwa umgekehrt proportional der Lage des Erstarrungspunktes und beeinflußt auch die Lage des kritischen Punktes. Unter sonst gleichen Umständen wird dasjenige Exemplar einer Spezies früher sterben, welches mehr Wasser in seinen Säften enthält. Daß es sich hierin wieder um physikalisch-chemische Reaktionen handelt, folgt beim Vergleich dieser Ergebnisse mit denen der Untersuchungen S. Lewith's. (Arch. f. exper. Pathologie XXVI. 1890. p. 341.) Dieser Autor fand, daß Eiweiß, wenn es erwärmt wird, je nach dem Wassergehalte bei verschiedenen Temperaturen gerinnt; so gerinnt z. B. Eiweiß mit 25% Wasser bei 74—80°, mit 18% bei 80—90° und mit 6% Wasser bei 145°; das ganz wasserfreie Eiweiß gerinnt nach Haas erst bei 160—170°. Somit ist die Gerinnungsfähigkeit der Insektensäfte, welche Eiweiß enthalten, u. a. von ihrem Wassergehalte abhängig.

Nach dem plötzlichen Temperaturanstieg von K_1 bis N beginnen die Insektensäfte allmählich mit der wieder sinkenden Temperatur zu erstarren. Der Punkt A, in dem sie erstarrt sind, ist ebenso wie N, der normale Gefrierpunkt, konstant. Die Lage von K_1 und K_2 dagegen ist variabel. Fällt K_2 mit A zusammen, so würde das Insekt sofort nach dem völligen Erstarren seiner Säfte sterben, während, wenn K_2 tiefer liegt als A, es noch belebt werden kann. Das Wiederbeleben eines Insektes ist unabhängig von dem Gefrieren seiner Säfte. Es hängt nur von der Lage des

Punktes K_2 auf der Temperaturkurve ab. „Liegt der Punkt K_2 tiefer als A, so hat das Insekt vor dem Tode zu seiner Verfügung noch das Kurvenstück AK_2, auf welchem es sich zwischen dem Tode (K_2) und dem leblosen Zustande (A) befindet.“ Das Kurvenstück AK_2 entspricht dem anobiotischen Zustande. Der anobiotische Zustand ist nach Bachmetjew nur dann möglich, wenn K_2 tiefer als A liegt; liegt K_2 höher als A, so wird dem Stoffwechsel die Möglichkeit geboten, unmittelbar bis zum Tode des Tieres zu funktionieren, ohne daß es den anobiotischen Zustand erlebt.

Befunde an Pflanzen und poikilothermen Tieren, z. B. Schmetterlingspuppen, berechtigen indes zu dem Schluß, daß die anobiotischen Zustände früher beginnen als P. Bachmetjew meint, daß der Stoffwechsel bereits lange vor dem Erstarren der Säfte aufhört. Demgemäß gebrauche ich die Bezeichnung „anobiotischer Zustand“ auch für die Zustände, die die Temperatur-Intervalle jenseits der oberen und unteren Wachstums- oder Entwicklungsnullpunkte kennzeichnen, also die Gebiete jenseits des Temperatur-Maximums oder Minimums für die Entwicklung oder das Wachstum.

Im allgemeinen liegt der kritische Punkt etwa in dem Intervall von — 5 bis — 11° C, während der normale Erstarrungspunkt bei — 0,1 bis — 1,5° liegt. Von Interesse scheint hier noch die Beobachtung, daß der kritische Punkt bei der Puppe tiefer liegt als bei der Raupe und am tiefsten bei der Imago der untersuchten Schmetterlingsarten — eine Beobachtung, die sich leicht durch die Transpiration und die obigen Ausführungen über den Säftekoeffizienten erklärt.

Auch bei Pflanzen kennen wir anobiotische Zustände als Folgen der Einwirkung supramaximaler wie inframinimaler Temperaturen. Hans Hilbrig[7]) untersuchte den Einfluß supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum der Pflanzen, insbesondere auf das Auskeimen von Sporen.

Von Penicillium, dessen Wachstumsmaximum bei + 34° liegt, wurde, wenn die Sporen einen Tag (bezw. noch nicht) angekeimt waren, eine Temperatur von + 35° C 30 (bezw. 51) Tage lang ertragen, doch zeigten sich nach Zurückversetzen in ein normal temperiertes Medium erst nach weiteren 8 (bezw. 11) Tagen Zeichen des Weiterwachsens. Schließlich tritt indessen der Tod ein, jedoch früher bei den bereits in Vegetation begriffenen Pilzen — nach 31 Tagen — als bei den unangekeimten Sporen — nach 54 Tagen —. Allgemein hat die hohe Temperatur eine hemmende Wirkung auf die Weiterentwicklung, und zwar ist die Hemmung um so größer, je länger die hohe Temperatur einwirkte. Bei 34° findet zwar noch langsames Wachstum dieser Pilze statt,

doch starben im Laufe von zwei Monaten Pilze wie Sporen ab. „Eine Temperatur von 40° C wird nur sehr kurze Zeit ohne Erlöschen der Lebensfähigkeit ertragen. Schon nach zweitägigem Aufenthalt ist keine Weiterentwicklung mehr zu beobachten, dagegen fand nach eintägigem Aufenthalte in so hoher Temperatur noch Auskeimung der Sporen statt.“ Ganz ähnliche Ergebnisse zeitigten entsprechende Versuche mit Mucor stolonifer und Cladosporium herbarum, nur traten die Hemmungserscheinungen entsprechend der tieferen Lage des Maximums schon bei niedrigeren Temperaturgraden auf.

Hilbrigs Versuche hatten das allgemeine Ergebnis, „daß bei Pflanzen ganz allgemein das Wachstum bei Temperaturen eingestellt wird, die noch nicht unmittelbar tödlich wirken, so daß also an der oberen Grenze des dem Leben der Pflanze gesetzten Temperaturspielraumes Erscheinungen zu beobachten sind, die den allgemein bekannten bei niederen Temperaturen analog sind.“

„Die allmähliche Schädigung durch eine supramaximale Temperatur tritt darin hervor, daß bei einer Rückkehr in normale Verhältnisse das Wiedererwachen des Wachstums um so später erfolgt, je länger die Pflanzen durch entsprechende Temperaturerhöhung in einem Starrezustand erhalten worden waren.“ „Auch eine Temperatur, in welcher das Wachstum längere Zeit fortschreitet, kann endlich eine Schädigung herbeiführen.“

Auch die Existenz der anobiotischen Zustände muß als Oekologismus gelten: Es ist zweckmäßig und lebenswichtig, daß die poikilothermen Organismen auch solche Temperaturen wenigstens kürzere Zeit ertragen, denen sie, wenn auch nur ausnahmsweise, ausgesetzt werden.

Wir fassen das Ergebnis kurz zusammen! Bei Pflanzen und poikilothermen Tieren erlischt das Leben nicht unmittelbar nach dem Ueberschreiten der oberen und unteren Temperaturgrenze für das Wachstum oder die Entwicklung, sondern es tritt erstens während der Exposition ein Entwicklungsstillstand ein, zweitens dauert der lethargische Zustand auch nach Rückkehr zur normalen Temperatur an und zwar um so länger, je länger die anormale Temperatur eingewirkt hat und je mehr sie von der normalen abwich, bis schließlich bei einer für jede Art und jede supramaximale wie inframinimale Temperatur verschiedenen Expositionsdauer der Tod des Organismus erfolgt.

3. Der Verlauf der Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für Pflanzen und poikilotherme Tiere.

Genauere Einsicht in die funktionelle Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen von der Temperaturhöhe verschafften zuerst die Versuche Köppens (1; 1870), nachdem bereits P. Harting (8; 1842) den Temperatureinfluß innerhalb gewisser Grenzen durch eine Formel glaubte wiedergeben zu können und Rauwenhoff (9; 1867) einen gewissen Parallelismus zwischen dem Steigen und Fallen der Temperatur und dem Zu- und Abnehmen der Wachstumsintensitäten konstatiert hatte.

Wladimir Köppen untersuchte die Längenzunahme der hypokotyledonalen Achse von Lupinus albus, Pisum sativum, Vicia faba, Zea Mais und Triticum vulgare in Abhängigkeit von der Temperaturhöhe und stellte fest, daß der absteigende Ast der Kurve, die die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit darstellt, wenn die Werte der Temperaturen proportional den Strecken auf der Abszissenachse und die in einer bestimmten Zeit erreichten Keimlängen proportinal den Ordinaten aufgetragen werden, im allgemeinen kürzer ist als der aufsteigende. „Die Kurve selbst zeigt bei den meisten der angewandten Versuchspflanzen eine nach der Abzissenachse konvexe Gestalt, d. h. also: für gleiche Temperaturunterschiede sind die in gleichen Zeiten erreichten Keimlängen um so differenter, je höher die Temperatur ist.“ Als Fehlerquelle kommt einmal die möglicherweise variable Zusammensetzung des Mediums in Frage, in dem die Samen keimten, nämlich ein Gemisch von einem Teile Sandes und vier Teilen Sägespänen, bis zur Sättigung angefeuchtet, zweitens die Wirkung der großen Periode des Wachstums. J. Sachs[10]), der diese Erscheinung zuerst eingehend untersucht hat, mißt ihr gleichfalls einen großen Einfluß auf die Gestalt der Temperaturkurve bei wie auch den stoßweisen Aenderungen des Wachstums und meint, es läßt sich bei dem jeweiligen Stande unserer Kenntnisse eben nur soviel sagen, daß vom spezifischen Nullpunkte ausgehend bis zum Optimum die Wachstumsgeschwindigkeit um so größer ist, je höher die einwirkende Temperatur liegt. Pfeffer (3; p. 94.) dagegen meint, daß wir bei unserer allgemeinen Unkenntnis der Beeinflussung der Partialfunktionen keine volle Aufklärung verlangen könnten; daher wüßten wir z. B. auch nicht, warum die Wachstumstätigkeit mit der Überschreitung des Optimums verlangsamt wird, obgleich die Atmung und ebenso die Molekularbewegung im Innern noch weiter beschleunigt werden. „Es kann also nicht auffallen, daß die graphische Darstellung der Änderung der Wachstumsschnelligkeit mit der Temperatur nicht immer genau dieselbe und vielleicht auch einmal eine Kurve mit zwei Maxima ergibt.

Nach den bisherigen Erfahrungen scheint die Kurve nach Überschreitung des Minimums zunächst langsamer, dann schneller und mit der Annäherung an das Optimum wiederum langsamer zu steigen. Je nach dem Abstand des Optimums von dem Maximum tritt dann ein schnellerer oder langsamerer Abfall der Kurve ein."

Ich habe die Resultate der Köppenschen Versuche graphisch dargestellt und finde eine eigentümliche Beziehung zwischen der Lage der Wendepunkte und der Nebenmaxima der einzelnen Kurven, die mich veranlaßt, nicht an die Wirkung der großen Periode oder der stoßweißen Änderungen des Wachstums zu denken, sondern entweder im gleichen Sinne sich geltend machende Fehler beim Experiment anzunehmen — Abweichungen in den einzelnen Thermometerangaben, Feuchtigkeits- oder Beleuchtungsdifferenzen etc.; über all' diese Dinge wie auch über die Einzelheiten der Versuchsanordnung berichtet Köppen nichts — oder aber, wie ich unten ausführe, den Grund dieser Erscheinung tiefer zu suchen.

Für die Tiere gestaltet sich die Ermittelung der Entwicklungskurve ungleich schwieriger als für die Pflanzen, da es für sie viel schwerer gelingt, die äußeren Lebensbedingungen näherungsweise gleich zu gestalten als für keimende Samen oder Sporen, die ja vorwiegend Verwendung fanden. Geradezu unüberwindliche Schwierigkeiten würden sich darbieten, wollte man z. B. mit Haustieren oder anderen Homoiothermen experimentieren. Hier wäre namentlich die nur schwer gleich zu gestaltende Nahrungsaufnahme von störendem Einfluß, dazu die schlechte Regelung der Temperatur in großen Räumen, wie auch hauptsächlich die Eigenwärme des Tierkörpers und seine natürlichen, zahlreichen Schutzmaßregeln gegen die störenden Einflüsse anormaler Temperaturen, die diese zu paralisieren streben, wodurch sie dem Experimentator gerade entgegen arbeiten würden. Als allein brauchbare Versuchsobjekte bieten sich daher die Eier von Amphibien, Reptilien, Mollusken und Arthropoden dar, darunter namentlich die der Insekten, die ja im allgemeinen sehr leicht zu beschaffen sind, sowie bei holometabolen Insekten die Puppen. Sie bedürfen keiner Nahrungszufuhr von außen, und ihre Entwicklung vollzieht sich in einem engen Raume.

Ein erheblicher Unterschied, der unsere diesbezüglichen zoologischen Untersuchungen weit schwieriger gestaltet als die botanischen, ist die Tatsache, daß wir nicht eine Längenzunahme beliebig oft messen können, sondern als Anhaltspunkte nur die Endpunkte der Gesamtdauer der Entwicklung des Embryos im Ei oder der Imago in der Puppe haben. Entwicklung ist ja hier nicht Streckung oder Wachstum, sondern Entfaltung. Wir können nicht an einem Objekte soundsoviele Messungen vornehmen, son-

dern müssen eine große Menge Materials für jeden einzelnen Versuch zur Verfügung haben. Der individuellen Variabilität wegen ist es ratsam, wenn man die Entwicklungsgeschwindigkeit des Embryos im Ei bestimmen will, ein einziges möglichst großes Gelege in so viele Teile zu zerlegen, als man Thermostaten für verschiedene Temperaturen zur Verfügung hat. Ich wählte in dem ganzen Intervall, in dem sich die Entwicklung der Poikilothermen hauptsächlich abspielt, 7 Punkte aus und ließ die Versuchstiere bei den diesen 7 Punkten entsprechenden Temperaturen 11^0, 15^0, 21^0, 25^0, 29^0, 33^0, 36^0 ein möglichst großes Stück der Totalentwicklungsdauer des in Frage kommenden Stadiums absolvieren. Als Thermostat für 11^0 diente ein in den Lauf einer kalten Quelle eingesenkter großer Blechcylinder, in dem die Temperatur nur um wenige Zehntel eines Celsiusgrades schwankte; 15^0 war die fast konstante Kellertemperatur, während die Thermostaten für die höheren Temperaturen in Zimmern aufgestellt waren und aus großen, allseitig mit dicken Watteschichten umgebenen und so gegen Wärmeabgabe gut geschützten Aquariengläsern bestanden, die bis zu etwa 20 Litern faßten und mit Wasser von der erforderlichen Temperatur gefüllt waren. Die Gläser waren oben mit einem Blechdeckel abgeschlossen, an dem ein oben offenes und gleichfalls mit einem Deckel verschlossenes, kleineres Gefäß so befestigt war, daß der größte Teil seiner Außenwandungen vom Wasser benetzt wurde. Durch den Deckel dieses Puppen- und Eibehälters wurde ein Stabthermometer geführt. Ein auf den Boden gelegtes Stück Bleis verhinderte den Auftrieb des Puppenbehälters und ein daraufgesetztes flaches Gefäß, das mit Wasser und zur Vergrößerung der verdunstenden Oberfläche mit Schwammstückchen gefüllt war, diente dazu, die relative Feuchtigkeit im Thermostaten dem Sättigungspunkt stets sehr nahe zu halten und dadurch große Feuchtigkeitsschwankungen, die möglicherweise von störendem Einfluß sind, zu vermeiden. Oben wurde jeder Thermostat zur Vermeidung zu starker Wärmestrahlung gut mit Watte bedeckt. Die Temperatur dieser Apparate wurde täglich je nach Bedarf etwa 2—6 mal kontrolliert und durch Hinzugießen heißen Wassers auf der nötigen Höhe erhalten. Das überflüssige Wasser wurde durch einen ähnlichen Mechanismus, wie er zur Erzielung eines konstanten Niveaus in Aquarien dient, abgeleitet. Die Angaben der Thermometer wurden registriert; sodann wurde mit Hilfe der graphischen Methode der Mittelwert der Temperatur für jede Serie festgestellt, und schließlich wurden alle Temperaturangaben auf die eines in $0{,}1^0$ C geteilten Normalthermometers bezogen. Der mühevollen Kontrolle wie auch der großen Entwicklungsgeschwindigkeit wegen wurden die Eier und Puppen nicht bis zum Moment des Schlüpfens der

Räupchen und Imagines in den Thermostaten für hohe Temperaturen belassen, sondern wurden, wenn angängig, kurz vor dem Schlüpfen in den Thermostat für 21° gesetzt. Da bei + 36° von vielen Insekten die Totalentwicklung nicht mehr absolviert wird, so blieb das Material im Durchschnitt nur etwa 2 bis 3 Tage bei dieser Temperatur; da es ferner nicht ratsam schien, Puppen mit noch ganz weicher Chitinhülle in die Thermostaten zu setzen, so blieben diese auch zu Anfang der Entwicklung einige Stunden lang bei Zimmertemperatur. Es ergeben sich also auf diese Weise für jedes Stadium einer Art eine Reihe von Beziehungen von folgender Gestalt:

Die gesamte Entwicklung währt z. B. bei den Eiern von Acronycta menyanthidis View.

9 Stunden bei 22,0° + 192 Stunden bei 11,5° + 126 Stunden bei 19,7°
oder 8 „ „ 22,0° + 196 „ „ 16,5° + 35 „ „ 20,7°
„ 8 „ „ 22,0° + 136 „ „ 21,7°

usw. Bezeichnet man die Dauer der gesamten Entwicklung, die ja für jede Art als eine Konstante anzusehen ist, mit „1" und mit $X\nu$ den Teil der Totalentwicklung, der in einer Stunde bei der Temperatur ν absolviert wird, so daß also die Gesamtentwicklung in $1/X\nu$ Stunden bei der Temperatur ν vollendet ist und $X\nu$ eine der Entwicklungsgeschwindigkeit proportionale Größe bezeichnet, so lassen sich zwecks Berechnung der Werte von $X\nu$ die Relationen der obigen Form in Gleichungen fassen, die ich für einen Fall und zwar gleichfalls für die Acronycta menyanthidis Eier anführen will:

$$\begin{aligned}
8\ X_{22{,}0} + 192\ X_{11{,}5} + 126\ X_{19{,}7} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 196\ X_{16{,}5} + 35\ X_{20{,}7} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 136\ X_{21{,}5} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 45\ X_{24{,}9} + 67\ X_{21{,}8} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 45\ X_{29{,}8} + 48\ X_{21{,}8} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 45\ X_{32{,}3} + 43\ X_{21{,}8} &= 1.\\
8\ X_{22{,}0} + 45\ X_{36{,}0} + 58\ X_{21{,}8} &= 1.
\end{aligned}$$

Daraus ergeben sich die in der untenstehenden Tabelle verzeichneten Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit $X\nu$ indem man, da hier mehr Unbekannte sind als Gleichungen, durch Extra- oder Interpolation mit nachfolgender Kontrolle zuerst das Kurvenstück für das Intervall von 19 bis 22° näherungsweise ermittelt und dann nach bekanntem Verfahren die anderen Gleichungen löst.

Die folgende Tabelle vereinigt die auf diese Weise aus den unmittelbaren Versuchsergebnissen abgeleiteten Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit, soweit sie deren Änderung in einem genügend großen Temperaturintervall charakterisieren. Hierin bezeichnet +, daß die Tiere während oder nach der Exposition abstarben, *, daß die zugrunde gelegte Entwicklungsdauer nur

Tabelle

der Entwicklungsgeschwindigkeiten einiger Poikilothermen pro Stunde in n/10 000 der Gesamtdauer bei t° C. (E = Eier; P = Puppen).

Ordnung	Spezies	t°; n	t°; n	t°; n	t°; n	t°; n	t°; u	t°; n	t°; n	t°; n
Pulmonaten	*Limnaeus stagnalis L. E.	11,5; †	16,5;21	21,8;45	25,2;58	29,7;28	32 3;00	36,3; †		
Hymenopteren	Mikrogaster nemorum Htg. P.	11,5;19	16,5;27	22,0;65	25,2;71	29,7;65	32,6; †	36,3; †		
	*Teleas (spec.?)-P.	11,8; 7	15,2; 8	20,0;25	24,4;35	30,1;44	32,2;43	36,0; †		
Lepidopteren	Sphinx pinastri L. E.	11,5;12	16,5;30	22,0;58	25,2;82	29,7;87	32,3;80	35,9;67		
	Dendrolimus pini L. E.	11,5; 4	16,5;19	21,5;36	25,2;46	29,7;54	32,3;46	35,9;31		
	Euproctis chrysorrhoea L. E.	11,5;13	14,7;20	20,2;43	24,6;68	29,8,74	32,7;70	36,0; †		
	Acron. menyanthidis View. E.	11,5;15	16,5;37	21,7;69	24,9;99	29,8;130	32,3;139	36,0;115		
	Naenia typica L. E.	11,5;10	16,5;35	21,9;63	25,0;74	29,7;88	32,2;73	36 0; †		
	Vanessa io L. P.	11,2; 9	14,6;19	19,9;29	24,5;56	29,8;61	32,6;63	36,2;24		
	„ urticae L. P.	12,0; 6	14,6,16	20,7:37	24,6;58	28,4;77	31,0;77	35,7:70	39,0;25	40,0; 6
	„ polychloros L. P.	12,2;11	14,8;13	20,2;25	25,0;47	28,6;56	30,9;68	36,0;40		
	„ antiopa L. P.	12,0; 8	14,7;13	20,4;28	24,0;40	30,2;55	32,3;56	36,3;37		
	Euproctis chrysorrhoea L. P.	12,2; 3	14,8; 8	20,2;20	24,5;27	28,0;36	31,8;39	36,0; †		
	Leucoma salicis L. P.	11,5; 8	15,0;20	20,5;37	24,6;59	28,6;65	33,1;66	36,0; †		
	Ocneria dispar L. P.	11,3; 9	15,0;17	20,4;25	24,5;37	28,8;52	32,7:46	36,0; †		
	Catocala nupta L. P.	—	14,6; 7	20,3;18	24,4:24	28,2;29	31,7;30	35,7:17		

ein Teil der gesamten ist, da die Limnaeus-Eier oder die Lepidopteren-Eier, aus denen die Teleas schlüpften, nach der Ablage gefunden wurden. Die Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit würden daher aus den verzeichneten durch Multiplikation mit dem Werte der Partialentwicklung erhalten werden. Da es sich hier jedoch vornehmlich um Verhältniszahlen handelt, so sind die Werte in diesen Fällen nicht minder brauchbar.

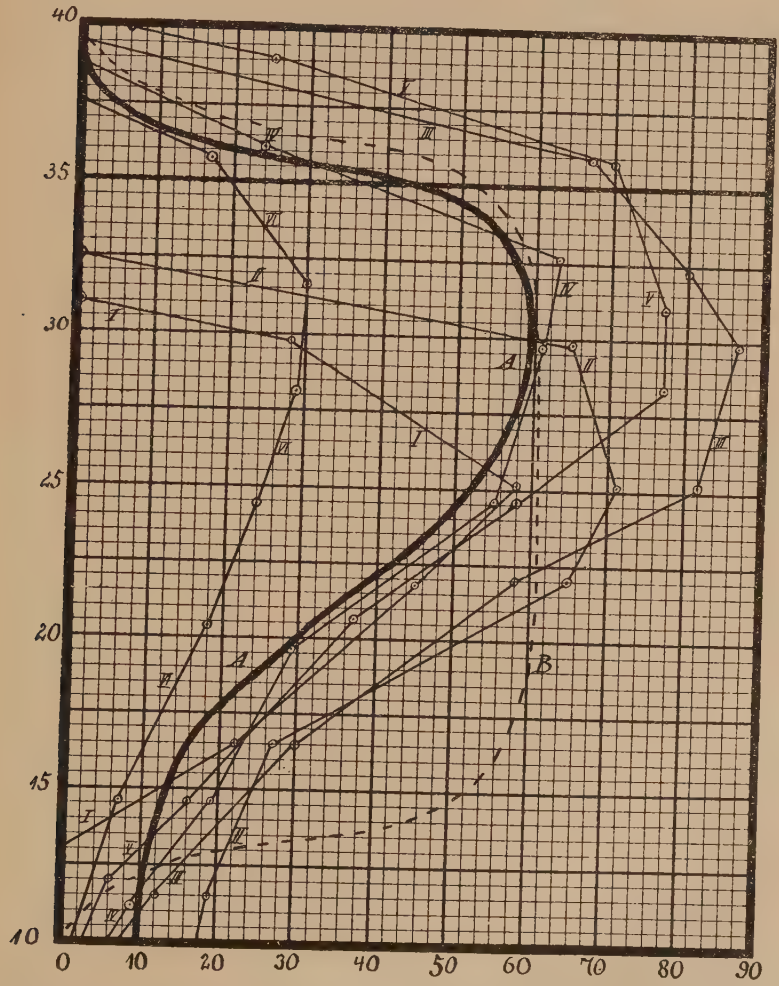

Fig. 1. Aenderung der Entwicklungsgeschwindigkeit mit der Temperatur für I. Limnaeus stagnalis L. E., II. Microgaster nemorum Htg., III. Sphinx pinastri L. E., V. Vanessa io L. P., V. Vanessa urticae L. P., VI. Catocala nupta L. P. A. schematische, B. ideale Temperaturkurve.

Der leichteren Uebersicht wegen ist die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperaturhöhe für sechs der untersuchten Arten in Fig. 1. (p. 17.) graphisch dargestellt.

Die kleinen Kreise mit den Punkten in der Mitte bezeichnen die Stellen, für die die Werte experimentell bestimmt wurden. Verbindet man sie, so bekommt man ungefähr ein Bild von der Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit mit der Temperaturhöhe. So verschieden auch die Kurven im einzelnen verlaufen — die ausgewählten stellen etwa die Extreme der Abweichung von der Norm dar — so zeigen sie doch mehr oder minder scharf ausgeprägt gewisse Eigentümlichkeiten, die ich durch die stark ausgezeichnete Kurve A der Fig. 1 hervorgehoben habe: In der Nähe der unteren Temperaturgrenze für die Entwicklung nimmt die Entwicklungsgeschwindigkeit langsam zu, dann von einer bestimmten Stelle in der Nähe von 15^0 an erheblich schneller, unterhalb und in der Umgebung des Optimums wieder langsamer, bis sie schließlich vom Optimum zum Maximum meist schnell abnimmt. Verläuft die Kurve flach (IV), so bedeutet dies nur, daß die Entwicklung längere Zeit beansprucht als bei den Arten, deren Temperaturkurve ein größeres Areal bedeckt. Bemerkenswert ist der Verlauf der Kurve I für die Limnaeus-Eier: das Maximum liegt niedrig und das Minimum liegt hoch, so daß die vitale Temperaturzone im Verhältnis zu der der Landtiere klein erscheint. Auch dieses Verhalten ist wie überhaupt die Reaktionen, die durch den gesamten Verlauf der Kurven dargestellt werden, nicht unzweckmäßig. In unseren Seen und Flüssen steigt ja die Wassertemperatur vermöge der großen spezifischen Wärme des Wassers nicht so hoch wie die Lufttemperatur auf dem Lande. Die Limnaeus-Eier werden daher mit jenen hohen Temperaturen von etwa $+30^0$ an nicht in Berührung gekommen sein; sie sind infolgedessen an diese Temperaturen nicht gewöhnt, bei denen das Leben der Landtiere und -Pflanzen am meisten floriert. Daß jedoch das Minimum so hoch gefunden wurde, nimmt mich Wunder. Da indessen der Verlauf der Kurve augenfällig von dem gewohnten abweicht, so ist die Möglichkeit nicht ohne weiteres abzuweisen, daß hier eine mir allerdings unbekannte Unvollkommenheit der Methode vorliegt. Sollten sich jedoch bei einer Nachprüfung meine Angaben ganz bestätigen und sich bei den im Wasser lebenden Wechselwarmen ähnliche Kurven der Entwicklungsgeschwindigkeit ergeben, wie ich sie für Limnaeus fand, so wird wohl auch diese Abweichung als eine nicht unzweckmäßige erkannt werden, da ja die Limnaeus-Eier möglicherweise durch lange Generationsreihen nur bei Sommertemperatur

ihre Entwicklung vollendeten und demgemäß nicht an andere Verhältnisse angepaßt zu sein brauchen. Die Lage des Temperaturbereichs überhaupt wie insbesondere des Optimums wäre dann auch hier erkannt als den Verhältnissen angepaßt, als zweckmäßig.

Noch ein Wort zur Rechtfertigung der Schematisierung der Entwicklungskurven!: Ich habe auch den supraoptimalen Ast mit einer Konvexität nach der Ordinatenachse ausgestattet, obgleich kaum eine der Kurven dieses Verhalten unmittelbar zeigt. Der Grund dafür liegt darin, daß auch hier ein allmählicher Übergang in den lethargischen Zustand das Wahrscheinlichste ist, obgleich er wegen der Schwierigkeit der Ermittelung der Werte von Xv in der Nähe von $v = 38$ bis 45 nicht so leicht aufzuzeigen ist wie bei tieferen Temperaturen.

Vergleicht man den allgemeinen Verlauf der Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für die poikilothermen Tiere mit der von Köppen für die Landpflanzen ermittelten, so fällt, wie ich bereits in der kurzen vorläufigen Publikation der allgemeinen Ergebnisse dieses Abschnittes[11]) schrieb, eine frappante Ähnlichkeit im gesamten Verlaufe der Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für beide Gruppen auf: Nicht nur hat bei Landpflanzen und poikilothermen Landtieren desselben Klimas die Temperaturamplitude dieselbe Größe und dieselbe Lage auf der Linie der absoluten Temperatur, — was offenbar durch die rein physikalisch-chemischen Eigenschaften des Plasmas bedingt sein kann — sondern es liegen auch Optimum, Maximum und Minimum etwa in derselben Höhe über dem Gefrierpunkt des Wassers. Ferner ist in beiden Kurven der inframaximale Ast bedeutend kürzer als der supraminimale, d. h. die Kurve steigt langsamer vom Minimum zum Optimum, als sie vom Optimum zum Maximum zu fällt oder mit anderen Worten: eine gleiche Temperaturänderung hat eine größere Entwicklungs- oder Wachstumsgeschwindigkeits-Änderung zur Folge, wenn die Temperatur unterhalb als wenn sie oberhalb des Optimums liegt. Endlich haben die infraoptimalen Äste der Kurven bei Pflanzen und Tieren noch das gemeinsam, daß beide etwa an derselben Stelle eine starke Konvexität gegen die Ordinatenachse aufweisen und das unterhalb wie oberhalb dieser Stelle bis zum vitalen Temperaturnullpunkt bezw. zum Optimum die Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit der Temperaturänderung nahezu proportional ist. Für den supraoptimalen Ast scheinen, soweit die Versuche auf beiden Gebieten (d. h. die Köppens und meine eigenen) ein Urteil zulassen, die gleichen Verhältnisse vorzuliegen, d. h. auch dieser Ast scheint eine erhebliche Änderung seiner Richtung sowie sonst näherungsweise geradlinigen Verlauf aufzuweisen. Die Kurve würde somit sowohl

für poikilotherme Tiere wie für Pflanzen in der Hauptsache aus vier bis fünf fast geradlinigen Stücken bestehen — je nachdem ob der Optimalbereich geringe oder größere Ausdehnung besitzt — und etwa das Bild der Kurve A in Fig. 1 ergeben.

„Die Reaktion der Pflanzen und wechselwarmen Tiere auf Temperaturreize — als eine solche kann das Wachstum bezw. die Entwicklung angesehen werden — ist in beiden Gruppen die nämliche. Die Gesetze, nach denen sich die Reaktion auf Temperaturreize vollzieht, drücken eine Grundeigenschaft des Plasmas aus und bilden ein Argument mehr in dem Indicienbeweise des monophyletischen Ursprungs der beiden Reiche, des Pflanzen- und Tierreiches."

„Es bleibt noch übrig, eine Erklärung der Entwicklungsgeschwindigkeitskurve zu geben, d. h. in unserem Falle wie überhaupt in der Biophysik oder noch allgemeiner in der Biologie die Zweckmäßigkeit einer derartigen Reaktion, wie sie die Kurve zum Ausdruck bringt, aufzudecken. Die Frage lautet in anderer Fassung: Warum entsprechen supraoptimalen Temperaturschwankungen geringere Schwankungen der Entwicklungsgeschwindigkeit als infraoptimalen? Wir dürfen ohne weiteres als erklärt (d .h. hier auf physikalisch-chemische Gesetze zurückgeführt) ansehen, daß das Temperaturintervall, innerhalb dessen Leben überhaupt existiert, zwar variabel, doch je nach dem Vorkommen und Vorleben der Art in näherungsweise bestimmte Grenzen eingeschlossen ist: das Gerinnen und das Gefrieren des Plasmas setzen dem Phaenomen Leben diese Grenzen. Wenn dieses Intervall bestimmt ist, so wäre offenbar diejenige Lage des Optimums oder Optimalbereiches die günstigste, die sich über einen möglichst großen Teil des vitalen Temperaturbereiches erstreckt; wir müßten also haben: plötzliches Ansteigen der Entwicklungsgeschwindigkeit in der Nähe des vitalen Minimums, dann Verharren auf einer bestimmten Stufe, dem Optimum, dann wieder plötzliches Abfallen" — etwa wie die Kurve B der Fig. 1 es andeutet. Denn in diesem Falle wäre die Zweckmäßigkeit der Reaktion ihrer oberen Grenze sehr nahe: selbst erhebliche Schwankungen der Temperatur würden innerhalb des Optimalbereiches fallen. Daß diese obere Grenze nicht erreicht wird, wird wohl am besten durch die Selektionstheorie erklärt, ebenso wie das Faktum, daß eine Annäherung an diese ideale Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit besonders durch den Verlauf des supraoptimalen Astes erreicht wird. Die Abweichung des infraoptimalen Astes erklärte ich in dem zitierten Aufsatz durch folgende Argumentation: Viele physikalisch-chemischen Reaktionen verzögern sich nahezu proportional dem Temperaturrückgang. Es ist möglich, daß die vitalen Reaktionen auf Temperaturreize sich ähnlich ver-

halten. Hätten wir es in der Reaktion, die wir Leben nennen, mit einem rein physikalisch-chemischen Vorgange zu tun, so dürften wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit vom Minimum zum Maximum allmählich geradlinig oder im Bogen ansteigt. Eine ähnliche Kurve nämlich wie die Entwicklungsgeschwindigkeitskurve finden wir in diesem Temperaturintervall bei physikalisch-chemischen Reaktionen kaum wieder. Zur Erklärung der Abweichungen von dem bei physikalisch-chemischen Reaktionen mit einiger Wahrscheinlichkeit zu erwartenden Verlauf werden wir die speziall biologischen Gesetze heranziehen müssen, so besonders das Gesetz der Anpassung oder sekundären Zweckmäßigkeit. Mit seiner Hilfe lassen sich in der Tat die Abweichungen der Kurve A von der skizzierten erklären, so außer der bereits erwähnten das schnellere Ansteigen des ersten parallel B verlaufenden Teiles des infraoptimalen Astes, das eine weitere Annäherung an die Idealkurve B darstellt. Die schematische Entwicklungskurve A hält also gewissermaßen die Mitte zwischen der idealen Entwicklungskurve B und der skizzierten, die wir erwarten würden, wenn wir es mit einer rein physikalisch-chemischen Reaktion zu tun hätten. —

Dennoch glaube ich, jetzt einer anderen mehr biologischen Erklärung den Vorzug geben zu müssen: Daß die Entwicklung ein Temperaturoptimum von bestimmter Lage hat, ist wohl sicher, wie schon angedeutet, dadurch bedingt, daß zu der Zeit, in der die Vorfahren der jetzt lebenden Generationen die betreffende Phase der Entwicklung durchliefen, jene Temperatur durch lange geologische Perioden herrschte und also bei poikilothermen Tieren die Entwicklung beherrschte; an diese Temperatur mußten sich die wechselwarmen Tiere wie auch die Pflanzen gewöhnen, an sie sich anpassen, d. h. diese Temperatur wurde das Optimum für die Entwicklung. Nun aber die klimatischen Verhältnisse einem für die Dauer geologischer Perioden ziemlich schnellen Wechsel unterliegen und die Gewöhnung eines auf einer bestimmten Organisationshöhe stehenden, an einen Komplex gewisser äußerer Bedingungen angepaßten Organismus an Veränderungen der äußeren Faktoren nach unserer Kenntnis des organischen Werdens mehr oder minder langsam erfolgt, so wird eine auch nur näherungsweise vollkommene Anpassung an bestimmte Temperaturverhältnisse nur selten oder niemals erreicht werden. Daher ist es zweckmäßig, daß das Optimum ein Optimalbereich von möglichst großer Ausdehnung ist.

Nun aber finden wir in den Kurven Köppens für die Streckungsgeschwindigkeit der Pflanzenkeime mehrere Maxima. Die Entwicklung hat also mehrere Optima der Temperatur. Dieses

eigentümliche Faktum können wir meines Erachtens folgendermaßen erklären — vorausgesetzt, daß die Experimente Köppens in technischer Hinsicht einwandfrei waren, so daß das Auftreten der oft in gegenseitig sehr ähnlicher Lage befindlichen Nebenmaxima oder Wendepunkte nicht auf methodische Unvollkommenheiten zurückgeführt werden muß, daß ferner die Einwirkung äußerer unbekannter Entwicklungsfaktoren auf einige Komponenten der Entwicklungsgeschwindigkeit nicht angenommen werden muß —: wir nehmen an, daß in mehreren längeren geologischen Perioden mit relativ konstanter Temperatur eine Anpassung an die herrschende Temperatur eingetreten ist, daß also verschiedene Optima für verschiedene Perioden existiert haben und sich infolge der Vererbung, die ja auch das nicht mehr direkt nützliche lange Zeit mit den Generationen mitführt, auch bei späteren Generationen selbst nach langen Zeiträumen als Nebenmaxima oder Wendepunkte der Kurve geltend machen.

Allerdings sollte man erwarten, daß, wenn diese Erklärung richtig ist, auch die Kurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für die von mir untersuchten poikilothermen Tiere derartige Nebenmaxima und Wendepunkte aufweist, und daß sich ähnliche Beziehungen, wie sie sich zwischen den Kurven der verschiedenen Pflanzen finden, auch zwischen denen der Pflanzen und wechselwarmen Tiere aufstellen lassen. Ob diese Vermutung den Tatsachen entspricht, läßt sich auf Grund des einstweilen vorliegenden Beobachtungsmaterials nicht entscheiden, da ja die Intervalle zwischen den einzelnen ausgewählten Skalenpunkten viel zu groß sind, um den genauen Verlauf der Kurve erkennen zu lassen. Da es jedoch bei Benutzung der beschriebenen Methode geradezu unmöglich war, die Intervalle um so viel zu verkleinern, daß sie $1{,}0^0$ oder weniger betrugen, — hätte ich doch dann etwa 30 Thermostaten gleichzeitig bedienen müssen — so muß ich leider die Entscheidung dieser interessanten Frage vertagen. Doch findet sich abgesehen hiervon mancherlei, was für diese Erklärung spricht: Die Lage des Optimums der untersuchten Arten — auch der nordischer Provenienz — entspricht nicht den gegenwärtig herrschenden Temperaturverhältnissen; das Optimum liegt vielmehr im Durchschnitt viel zu hoch; die Insekten sind nicht an die gegenwärtig herrschenden Temperaturverhältnisse derart angepaßt, wie es denkbar wäre. Da wir jedoch Grund haben zu der Annahme, daß in den letzten geologischen Perioden eine erhebliche wenn auch diskontinuierliche Abkühlung der Erde eingetreten ist, so wird man die Hypothese nicht unberechtigt finden, daß das jetzige zu hohe Temperaturoptimum eine Mittelstellung einnimmt zwischen dem Optimum früherer wärmerer Perioden und dem der Jetztzeit.

Diese Auffassung vertrete ich, obwohl die oben zitierten Ergebnisse von Züchtungsversuchen für die Möglichkeit einer nicht unbeträchtlichen Verschiebung der Temperaturextreme bei niederen Pflanzen sprechen, und zwar aus dem Grunde, weil selbst die bei uns seit langer Zeit kultivierten Nutzpflanzen aus wärmeren Ländern durch ihre Reaktionen auf Temperaturreize noch deutlich ihre Herkunft anzeigen und kaum mehr als Spuren einer Akkommodation an unser Klima erkennen lassen. — Welcher der dargelegten Erklärungen der Vorzug zu geben ist, werden weitere Experimente lehren. —

Ich habe schon angedeutet, daß die allerdings frappante Ähnlichkeit im Verlauf der Temperaturkurve für poikilotherme Tiere und Pflanzen nicht notwendig als ein Argument in der Reihe derer zu gelten hat, daß Pflanzen und Tiere eines gemeinsamen Ursprungs sind. Man kann nämlich sehr wohl die Meinung vertreten, daß die Ähnlichkeit der Kurven durch die Ähnlichkeit der Außenbedingungen der in demselben Klima lebenden Pflanzen und Tiere, sowie durch die erworbene Fähigkeit zu ähnlichen Reaktionen auf Temperaturreize bedingt ist. Doch wird man einsehen, daß man auch dann ohne die Annahme einer nahen Verwandtschaft beider Reiche — sei sie nun oekologisch oder physiologisch — nicht auskommt. Die Gleichheit der Außenbedingungen allein schafft ja nicht gleichartige Reaktionen; es müssen vielmehr dazu Organismen vorhanden sein, die gleichartig reagieren lernen können. Sicherlich ist also die Fähigkeit zu ähnlichen zweckmäßigen Reaktionen auf Temperaturreize beiden Reichen gemeinsam. Ob man nun die Fähigkeit, auf Temperaturreize zweckmäßig zu reagieren, als eine gemeinsame ererbte Fähigkeit beider Reiche ansieht oder die Fähigkeit, überhaupt zweckmäßig reagieren zu lernen, ist im Grunde ganz ohne Belang. Sicher ist, daß den Vertretern beider Reiche die Fähigkeit innewohnt, die wir als die Grundeigenschaft des Lebenden ansehen können: die Fähigkeit, auf äußere Reize zweckmäßig reagieren zu lernen. Dadurch erscheinen Pflanzen und Tiere verwandt, und wenn man auch nicht zugeben will, daß die Ähnlichkeit der Reaktionen auf Temperaturreize als ein neues Argument für die Annahme des monophyletischen Ursprungs gelten kann, so wird man doch das einräumen müssen, daß dadurch die enge Verwandtschaft beider Reiche an einer bisher unbeobachteten Stelle aufgedeckt ist. —

Man könnte vielleicht wünschen, daß die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit von der Temperaturhöhe durch eine Formel wiedergegeben werde, ähnlich wie die Botaniker es versucht haben, derartige Beziehungen bei Pflanzen durch sog. Temperaturformeln wiederzugeben. (cfr. z. B. Karl Fritsch: „Pflanzen-

phaenologische Untersuchungen". Sitzungsberichte der Math.-nat. Klasse d. k. Akademie d. Wiss. 53. Bd., 2. Abtlg. Wien, 1866, wo auch die Temperaturformeln von Kabsch und Tomaschek angeführt sind.) Es hat natürlich gar keine Schwierigkeit, durch Einsetzen spezieller Werte mit Hilfe der bekannten Lagrangeschen Interpolationsformel

$$Y = Y_1 \frac{(X-X_2)\ (X-X_3)\ \ldots\ (X-X_n)}{(X_1-X_2)\,(X_1-X_3)\ldots(X_1-X_n)} + \ldots$$
$$Y_\nu \frac{(X-X_1)\ \ldots\ (X-X_{\nu-1})\ (X-X_{\nu+1})\ \ldots\ (X-X_n)}{(X_\nu-X_1)\ldots(X_\nu-X_{\nu-1})\,(X_\nu-X_{\nu+1})\ldots(X_\nu-X_n)} + \ldots$$

für Einzelfälle Interpolationsformeln zu ermitteln. Wegen der starken Schwankungen in der Lage der Kardinalpunkte ist es jedoch unmöglich, eine einheitliche Interpolationsformel für ein größeres Beobachtungsmaterial ausfindig zu machen. Wollte man z. B. für die schematische Kurve A der Fig. 1 eine Formel aufstellen, so müßte man streng genommen ∞ viele Wertepaare X, Y bestimmen. Mindestens sind jedoch für diesen Fall acht Wertepaare notwendig, da die durch die Formel dargestellte Kurve sonst zu stark von der schematischen Kurve abweichen würde. Man ersieht bereits daraus, daß die Formel selbst bei dieser Beschränkung der Annäherung beider Kurven so kompliziert werden würde, daß ein Nutzen aus dem Aufstellen der Formel nicht zu erwarten ist. In allen diesen Fällen kommt man viel leichter zum Ziel, wenn man zur Interpolation die graphische Darstellung verwendet.

Allgemeines Ergebnis:

Die Funktionen, die die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen und poikilothermen Tiere von der Temperaturhöhe darstellen, zeigten viele übereinstimmende Gesetzmäßigkeiten: Die Entwicklungsgeschwindigkeit nimmt in der Nähe des Minimums zuerst langsam, dann schneller zu und unterhalb des Optimums der Temperatur wieder langsamer. Für ein mehr oder minder großes Intervall um das Optimum herum sind die Schwankungen der Entwicklungsgeschwindigkeit meist gering. Oberhalb des Optimalbereiches nehmen die Werte der Entwicklungsgeschwindigkeit im allgemeinen sehr schnell ab.

Die in der Temperaturkurve zum Ausdruck kommenden Gesetzmäßigkeiten der Reaktionen stellen ebensoviele Zweckmäßigkeiten dar: Es ist zweckmäßig, daß das Optimum dem Maximum

möglichst genähert ist, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit in der Nähe des Optimums fast konstant ist, daß sie unterhalb wie oberhalb des Optimums schnell abnimmt und daß die Kardinalpunkte der Kurve in bestimmter Beziehung stehen zu der Temperatur der Jahreszeiten, in der sich die Entwicklung der Poikilothermen abspielt.

4. Das Temperaturoptimum der Wechselwarmen und die Bluttemperatur der Warmblütigen.

Die vorstehenden Untersuchungen geben uns die Möglichkeit, die Höhe der Bluttemperatur der warmblütigen Tiere zu erklären, wie auch deren relative Konstanz bei veränderter Nahrungsaufnahme. Wenn es nämlich für ein Organ oder einen Organismus ein Temperaturoptimum gibt, so wird es offenbar dem Organismus nützlich sein, möglichst lange bei dieser Temperatur verharren zu können; denn dann vollziehen sich seine Funktionen am schnellsten und intensivsten, der Prozeß „Leben" floriert. Nun wird bei jedem Oxydationsprozeß Wärme erzeugt: bei den Pflanzen und poikilothermen Tieren sowohl wie bei den Warmblütigen, nur ist bei jenen die Temperaturerhöhung nicht so merklich, da infolge der Kleinheit des Körpers und der relativen Größe der Körperoberfläche (namentlich bei den Pflanzen) eine intensive Wärmeabgabe durch Strahlung und Leitung herbeigeführt wird. Wird indes das Verhältnis von Körpervolumen zur Oberfläche, das ja proportional dem mittleren Radius wächst, immer größer und sind Vorrichtungen vorhanden, die einen relativen Schutz vor zu großer Wärmeausstrahlung bieten, z. B. ein Haar- oder Federkleid, so kann bei gesteigerter Oxydation, die durch Komplizierung des Herzens ermöglicht wird, eine erhebliche Erhöhung der Eigentemperatur über die der Umgebung eintreten. Auf diese Weise können die Organe in einem Temperatur-Milieu gehalten werden, das dem des Optimums nahekommt bezw. es erreicht.

Dieser Fall liegt bei den warmblütigen Tieren vor, die meist schnelle Oxydation, ermöglicht durch scharfe Trennung des Lungen- und Körperkreislaufes, erhebliche Körpergröße oder sehr guten Schutz vor Wärmeemission aufweisen. Daß die Bluttemperatur ($+37^0$ bis $+41^0$ C) das Optimum darstellt, läßt sich folgendermaßen wahrscheinlich machen: Die Optimaltemperatur der Wechselwarmen liegt etwa in derselben Höhe wie die Körpertemperatur der Warmblütigen und zwar im allgemeinen um wenige Grade tiefer. Den Grund für diese Erhöhung der Optimaltemperatur der Warmblütigen sehe ich darin, daß wie bei Pflan-

zen eine geringe Erhöhung des Temperaturoptimums bewirkt werden kann, so auch hier eine solche sicherlich möglich und wahrscheinlich durch die Bedingungen geboten war; auch ist wahrscheinlich, wie ich dargetan habe, die Höhe des Entwicklungsoptimums für die Poikilothermen ein Ergebnis der Gewöhnung an äußere Temperaturen; sie braucht daher mit dem unter anderen Bedingungen möglichen Optimum, das z. B. bei höherer Temperatur der Umgebung für lange Generationsfolgen höher liegen kann, nicht übereinzustimmen. Schließlich lassen sich die Differenzen in der Körpertemperatur verschiedener Homoiothermen leicht auf Schwankungen in dem Energieaufwand zurückführen.

Wir erhalten demnach als Ergebnis:

Die Lagebeziehung zwischen der Höhe der Bluttemperatur der Warmblütigen und des Optimums der Wechselwarmen rechtfertigt den Schluß, daß die Körpertemperatur der Warmblütigen ihr Temperaturoptimum darstellt und die Warmblütigkeit als eine Anpassung anzusehen ist.

II.

Die Aenderungen der Geschwindigkeit der paratonischen Variationsbewegungen der Mimosa pudica in Abhängigkeit von der Temperaturhöhe.

Geschichtliches.

Geleitet von dem Wunsche, eine Reihe von Reaktionserscheinungen auf Temperaturreize zu untersuchen, stellte ich auch an die allbekannte Sinnpflanze, Mimosa pudica, eine darauf bezügliche Frage, nämlich wie sich ihre Variationsbewegungen mit der Temperatur verändern.

Die Literatur über die Mimosa — soweit sie mir zugänglich war — enthält wenig, was zu unserer Frage Bezug hat, über unser Thema selbst gar nichts. Und doch kann man hier eine ganze Reihe interessanter Fragen stellen, von denen ich nur zwei herausgegriffen habe! Sachs [12]) scheint der einzige gewesen zu sein, der den Temperaturverhältnissen in diesem Falle etwas weiter nachging. Er fand die untere Temperaturgrenze der Reizbarkeit höher als Dutrochet (Mém. pour servir à l'hist. etc. I. p. 552), der + 7° R angibt, und zwar gehört nach seinen (Sachs') Untersuchungen eine höhere Temperatur zur Ermöglichung der Reizbewegung als zur Auslösung der periodischen Schlafbewegung. Wirkt die Temperatur genügend lange ein, so genügt eine Lufttemperatur von weniger als 15°, um die Kältestarre hervorzurufen, etwa derselbe Grad, der die untere Vegetationstemperatur für die Mimosa kennzeichnet. Bei Erwärmung über 40° C tritt bald Wärmestarre ein, doch vermögen Temperaturen, die um einige Grade tiefer liegen, bei genügend lange andauernder Einwirkung gleichfalls die Wärmestarre hervorzurufen. Wird die Pflanze unter Wasser gereizt, so tritt schon bei 16—17° C die Kältestarre und bei + 36° C die Wärmestarre ein, offenbar weil die innige Berührung eine schnelle vollständige Anpassung an die Außentemperatur herbeiführt, die beim Aufenthalt in der Luft nicht so leicht erreicht wird. Ganz ähnlich ist es ja mit unserer Wärme-

und Kälteempfindung: Wasser erscheint uns bei viel niederen Temperaturen heiß und bei viel höheren Temperaturen kalt als andere Körper und insbesondere als die Luft.

Für die Beurteilung der im folgenden beschriebenen Experimente ist es wissenswert, daß Starrezustände auch aus anderen Gründen eintreten können: Wird eine Mimose dauernd in einem dunkeln Raume gehalten, so tritt Dunkelstarre ein; die Reizbarkeit bei Erschütterung oder Wechsel der Beleuchtungsintensität hört auf, die periodischen Bewegungen werden eingestellt, und wie die Kältestarre bereits bei relativ hohen Temperaturen eintritt, so genügt nach Sachs schon ein Lichtgrad, bei dem wir kleine Schrift noch anhaltend lesen können, dazu, um die Dunkelstarre hervorzurufen. Mangel an Feuchtigkeit führt die Trockenstarre herbei, Aufenthalt in einem luftleeren Raume sowie in einer Umgebung von Kohlenoxydgas oder Ammoniakgas nach Kabsch ähnliche Starrezustände, während einige andere Gase ohne Einfluß auf die Variationsbewegung bleiben.

A. Die Aenderung der Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung der Blattstiele der Mimosa in Abhängigkeit von der Temperaturhöhe.

1. Die Methode.

Das Verfahren ist im Prinzip sehr einfach, wenn auch in der Anwendung ziemlich zeitraubend: Leichte Zeiger, die mit Baumwachs und Faden an den Hauptblattstielen befestigt waren, bewegten sich mit den sich hebenden Blattstielen vor Quadranten, auf denen eine Gradeinteilung angebracht war. Da man die Nebenblattstiele mit den Fliederblättchen nicht sämtlich entfernen kann, ohne daß der Hauptblattstiel bald abstirbt, und eine zu große Entfernung der parallel der Skala sich bewegenden Blattstiele von dieser wegen der Fehler der Parallaxe nicht brauchbar war, so wurden die distalen Enden der Nebenblattstiele weggeschnitten, während von den Quadranten der mittlere Teil in Gestalt kleinerer Quadranten herausgenommen wurde, so daß die Zeiger möglichst dicht vor den Skalen spielten. Die Quadranten waren an Ständern so befestigt, daß man sie nach Bedarf um zwei Gelenke drehen konnte, und wurden so aufgestellt, daß sich das Gelenkpolster des Hauptblattstieles etwa vor dem Zentrum des Vollkreises befand, dem der Quadrant entnommen war. In einigen Fällen, so namentlich bei sehr großer Amplitude der Bewegungen, mußte der Abstand von Blattstiel und Skala auf etwa 2,5 cm vergrößert werden, um eine Behinderung der Bewegungen zu vermeiden. Da in diesen Fällen ganze Grade eben noch mit Genauigkeit abgelesen werden konnten, so ist allgemein

keine genauere Angabe der Werte erfolgt, wenngleich sie meist erreichbar gewesen wäre. Diese würde überdies wegen der großen Variationsbreite der Bewegungen ohne Einfluß auf das Resultat sein. Ähnlich wie der Eintritt der Starrezustände durch verschiedene Faktoren bedingt ist, so daß man Wärmestarre, Kältestarre, Trockenstarre, Dunkelstarre etc. unterscheidet, so werden auch die Variationsbewegungen durch veschiedene und wahrscheinlich durch dieselben Faktoren beeinflußt werden, was in der Tat für einige festgestellt werden konnte. Da jedoch nur die funktionale Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Variationsbewegungen von der Temperaturhöhe festgestellt werden sollte, so mußte die Einwirkung aller dieser Faktoren möglichst konstant gehalten werden. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte um höchstens 13%, doch betrugen die durchschnittlichen Schwankungen nur etwa 6, z. T. nur 2% an einem Versuchstage. Die Erde der kleinen Töpfe wurde bis zur Sättigung angefeuchtet gehalten, da nur dieser Zustand leicht kontrolliert werden kann und von den Pflanzen ohne Schaden ertragen wird. Die höheren Temperaturen wurden durch Heizung eines kleinen treibhausähnlichen Apparates mittels Spirituslampen erzielt. Über je zwei der Töpfe, die auf Platten starken Bleches standen, mit den dazugehörigen Stabthermometern, einem zur Kontrolle der Lufttemperatur, dessen Kugel sich daher in der Höhe der Blätter befand, und einem in die Erde der Töpfe gesteckten, dem Hygrometer und den Skalen wurde ein großes Aquarienglas von etwa 20 Kubikdezimeter Inhalt gestülpt, so daß nur an einer Seite durch Auflegen des Glasrandes auf Klötze ein Spalt offen blieb, durch den ein gebogener Draht zum Auslösen der Reaktion und eine lange gebogene Pipette zum Anfeuchten der Erde der Töpfe eingeführt wurden. Die Versuche stellte ich, meist von unten nach oben durch die Temperaturskala fortschreitend, an, wobei ich an jeder Stelle der Skala, wo ein Versuch vorgenommen werden sollte, eine näherungsweise konstante Temperatur erst etwa 15 bis 20 Minuten auf die Pflanzen einwirken ließ, bevor ich die Reaktion einleitete. Damit sich die einzelnen Reaktionen nicht gegenseitig beeinflußten, wurde etwa in jeder Stunde eine Reizbewegung eingeleitet, so daß zwischen dem Aufhören der aufwärts gerichteten Bewegung und dem Beginn des neuen Versuches etwa 30 bis 50 Minuten im Durchschnitt verstrichen, innerhalb deren sich die Pflanzen vollständig erholten. Die Stellung der Zeiger während der Versuche wurde nach je zwei Minuten notiert. Da gleichzeitig mit 4 bis 6 Pflanzen operiert wurde und die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse notiert und geregelt werden mußten, so ließ sich eine noch häufigere Kontrolle nicht ermöglichen.

Die Verwertung der so gewonnenen Resultate geschah in folgender Weise: das gesamte Temperaturintervall von etwa + 12 bis 47° C wurde in Teilintervalle von 2° Umfang um die geraden Zahlen der Celsius-Skala als Mittelwerte zerlegt; für diese Teilbereiche wurden die mittleren Geschwindigkeiten berechnet.

2. Die Ergebnisse.

Da es sich bald herausstellte, daß die gesamte Zeit, die die Hauptblattstiele zum Ausführen der Rückkehrbewegungen brauchen, nicht nur eine Funktion der Temperatur ist, sondern vielleicht noch in höherem Grade der Amplitude der gesamten Bewegung, so waren die Verhältnisse dieser Zeiten nicht brauchbar, um die Änderung der Schnelligkeit der Bewegungen zu zeigen. Ich wählte dazu die Geschwindigkeiten und als Zeiteinheit die Minute. Demnach ist die Geschwindigkeit definiert als Quotient der in Winkelgraden ($180^0 = \pi$) gemessenen Amplitude und der in Minuten angegebenen Zeit der gesamten Bewegung. Die Aufwärtsbewegung betrachtete ich als abgeschlossen, wenn ihr eine entgegengesetzte folgte oder eine Stellung erreicht war, die in mindestens 5 Minuten nicht verlassen wurde.

Ich lasse zunächst die Tabelle der Mittelwerte der 254 Versuchsergebnisse folgen:

Tabelle

der Geschwindigkeiten und Amplituden der Aufwärtsbewegung der Blattstiele der Mimosa pudica bei variabler Temperatur.

Mittelwert des Temperatur-Intervalles	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46
Geschwindigkeiten	0,78	1,04	1.15	1,49	1,97	2,14	2,67	2,66	3,12	3,71	3,47	3,65	3,54	3,53	3,91	3,60	3,55
Amplituden	22,0	17,5	17,2	31,3	27,7	26,1	37,4	41,9	50,0	17,3	50,5	49,0	50,2	50,9	53,1	49,7	46,0

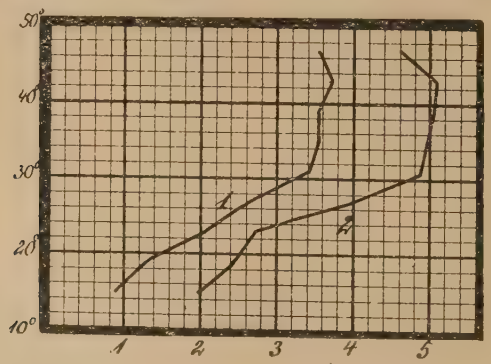

Fig. 2. Aenderungen der Geschwindigkeit (1) und Amplitude (2) der Variationsbewegungen mit der Temperatur.

Für die graphische Darstellung habe ich die Intervalle doppelt so groß gewählt, weil sich dann zufällige Fehler mehr kompensieren und ich den geringen Schwankungen keinen besonderen Wert glaube beilegen zu müssen. (Fig. 2. p. 30.)

Beim Anblick der Kurven 1 und 2 der Fig. 2 fällt sogleich der fast genau übereinstimmende Verlauf auf:

Sowohl die Werte der Amplitude der Aufwärtsbewegung als auch ihrer Geschwindigkeit nehmen bis etwa $+31^0$ C ungefähr proportional der Temperaturhöhe schnell zu — die der Amplitude bis 23^0 langsamer, dann schneller —; von 31^0 bis nahe an das Maximum heran werden die Werte sehr langsam größer und erst bei 43^0; in vielen Fällen bei noch höheren Temperaturen ($+46^0$) machen sich Anzeichen der schädlichen Wärmewirkung daran bemerkbar, daß die Amplituden und Geschwindigkeiten kleiner werden.

Ich gestehe, daß ich einen ähnlichen Verlauf der Kurven erwartet hatte, jedoch freudig überrascht wurde, als ich meine Vermutung in dem Maße bestätigt fand.

Kurz erwähne ich noch einige Neben-Resultate meiner Versuche, die ich in der Literatur nicht als bekannt vorgefunden habe.

Die größten Werte der Variationsbewegungen betragen nach meinen Versuchen $80—90^0$, die größte Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung etwa 8 bis 10^0 pro Minute, doch wurden so große Winkel nur wenige Minuten lang durchlaufen. Im allgemeinen ist die Geschwindigkeit anfangs kleiner, erreicht nach etwa 4—8 Minuten das Maximum, nimmt dann langsamer ab als vorher zu und konvergiert allmählich gegen Null.

Die gesamte Aufwärtsbewegung bis zur Rückkehr in die definitive Ruhelage nach erfolgter Senkung zufolge eines Stoßreizes ist einer Pendelbewegung mit starker Dämpfung zu vergleichen: Nach der Auslösung der Abwärtsbewegung tritt alsbald die auffälligste Aufwärtsbewegung ein, deren Amplitude die der Abwärtsbewegung meist um mehr oder minder große Beträge, etwa bis 20^0, übertrifft. — In einigen Fällen wird allerdings die Ausgangsstellung nicht erreicht, doch läßt sich dann meist der Einfluß irgend eines anderen Faktors erkennen. — Darauf tritt eine neue Abwärtsbewegung ein mit gleichfalls stark verringerter Amplitude und bisweilen noch eine wieder geringere Aufwärtsbewegung, bis schließlich die Ausgangsstellung oder eine um geringe Beträge davon abweichende erreicht ist. Zur Verdeutlichung diene eine Zahlenreihe, die die Veränderung der

Stellung nach je 2 Minuten in ganzen Graden angibt: 30, 66, 63, 57, 47, 38, 28, 23, 18, 15, 12, 12, 13, 16, 20, 23, 25, 26, 24, 23, 22, 21, 21, 22, 23, 23 . . .

In 67% der beobachteten Fälle trat ein mindestens einmaliger Wechsel der Bewegungsrichtung oder mindestens ein Wendepunkt in der Rückkehrbewegung zur Ruhelage ein. Wenn die auf jedes der drei in der untenstehenden Tabelle gewählten Temperatur-Intervalle entfallenden Beobachtungen gleich 100 gesetzt werden, so ergibt sich folgende prozentuale Verteilung der Fälle mit $\nu = 0, 1, 2, > 2$ Wendepunkten.

Daraus ergibt sich, daß eine Rückkehrbewegung ähnlich der eines mit starker Dämpfung schwingenden Pendels besonders häufig dann eintritt, wenn die Temperatur zwischen 20 und 30° liegt.

W \ T	13 – 20°	21 – 30°	31 – 46°	13 – 46°
0	32	22	50	33
1	56	68	45	57
2	12	2	4	6
12	0	8	1	4

T = Temperatur in Graden. W = Anzahl der Wendepunkte.

Am häufigsten wurde ein einmaliger Wechsel der Bewegungsrichtung beobachtet (57%), seltener ein zweimaliger, noch seltener ein drei- und viermaliger.

Die Physiologie dieses Vorganges kann man sich durch verschiedene Hypothesen klar machen. —

In wenigen Fällen bemerkte ich, daß bei Pflanzen unter normalen Bedingungen die entgegengesetzte Folge der Bewegungen auf einen Reiz hin eintrat: nach dem Stoßreiz keine Abwärtsbewegung, sondern ein ganz allmähliches Heben des Blattstieles, gewissermaßen als sei die Abwärtsbewegung schon erfolgt. Darauf folgte das ganz allmähliche Senken bis zur Ausgangslage. Eines Tages beobachtete ich diese Erscheinung bei derselben Pflanze zweimal nacheinander, ohne eine Fehlerquelle entdecken zu können.

In anderen gleichfalls sehr seltenen Fällen erfolgte nach dem Reiz, der nicht minder stark war als gewöhnlich, zuerst eine ganz langsame Abwärtsbewegung um Werte bis 15°, etwa in jeder Minute um einen Grad, und darauf eine etwa ebenso langsame Aufwärtsbewegung.

Eine beim Verbleiben bei einer Temperatur von 10 bis 6° C eingetretene Kältestarre dauerte nach Rückkehr in Zimmertempe-

ratur 4 bis 6 Stunden an. Zuerst spreizten sich dann die Fiederblättchen, die Blattstiele erhoben sich etwas, ohne daß die Reizbarkeit der Hauptblattstielpolster eintrat. Dann erst wurden die Polster der Fiederblättchen reizbar und endlich etwa 2 Stunden später die der Hauptblattstiele.

Eine Wärmestarre beobachtete ich in keinem Falle, selbst dann nicht, als ich die Pflanzen $2^1/_2$ Stunden bei Temperaturen über 40^0, davon $^1/_2$ Stunde bei Temperaturen über 45^0 hielt. Wohl aber trat, nachdem durch Abheben der Glaskästen infolge des Temperatursturzes ein Senken der Blattstiele erfolgt war und sich diese wieder bis zur Höhe der Tagesstellung erhoben hatten, ein etwa 3 bis 4 Stunden beim Verweilen in Zimmertemperatur andauernder Starrezustand ein, von dem ich nicht weiß, ob er dem Temperatursturz oder der Nachwirkung der zu stark gesteigerten Wärme zuzuschreiben ist.

B. Die Aenderung der Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung der Blattstiele der Mimosa in Abhängigkeit von der Temperaturhöhe.

1. Die Methode.

Schwieriger als die Messung der Geschwindigkeit der Aufwärtsbewegung der Blattstiele ist die der viel schneller erfolgenden Abwärtsbewegung. Ich bediente mich dazu eines Registrierapparates eigener Konstruktion, der auch zum Analysieren schnell verlaufender Schwingungsvorgänge recht brauchbar ist, jedenfalls in vielen Fällen brauchbarer, als der aus einem durch ein Uhrwerk in Rotation versetzten, berußten Zylinder bestehende Apparat, der dazu meist Anwendung findet. Die Hauptabweichung meines Apparates von diesem besteht darin, daß nicht ein Kreiszylinder rotiert, sondern eine Platte, an der sich ein Rahmen zur Aufnahme einer berußten Glasplatte befindet, sich an dem Objekt, dessen Bewegungen analysiert werden sollen, mit einer durch ein Pendeluhrwerk gleichmäßig gemachten und durch Veränderung der Pendellänge auf einen bestimmten Wert eingestellten Geschwindigkeit vorbeibewegt. Ein senkrecht zur Fortbewegungsrichtung schwingendes, bifiliar aufgehängtes Pendel mit schwerem Körper, dessen Schwingungsdauer gleichfalls variiert werden kann, markiert am oberen Rande der Glasplatte die in halben Sekunden oder größeren Werten zurückgelegten Weglängen.

Vor diesem Apparat wurden die Pflanzen so aufgestellt, daß der an dem Hauptblattstiel befestigte Zeiger mit der Fortbewegungsrichtung einen möglichst großen Winkel (etwa 150^0) bildete (damit zu starke Reibung verhindert würde) und anfangs

auf der daran vorbeigleitenden berußten Platte eine horizontale Linie beschrieb, darauf nach Eintritt des Stoßreizes einen Bogen, der allmählich in die Horizontale übergeht. Die Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung wurde bestimmt als Quotient der, wie oben beschrieben, in Graden gemessenen Amplitude und der in Sekunden gemessenen Zeit der Abwärtsbewegung. Als Endpunkt der Abwärtsbewegung, der wegen des fast asymptotischen Verlaufes der Bahnkurve zur Horizontale nicht genau angegeben werden konnte, wurde der Schnittpunkt einer im Abstande von 5 mm von der am Schlusse beschriebenen Horizontalen gezogenen Wagerechten mit der Bahnkurve gewählt.

Da der ziemlich große Apparat nicht unter einen Glaskasten gesetzt werden konnte und eine hohe Erwärmung des Zimmers nicht möglich war, so reicht das Temperaturintervall in diesem Falle nur von + 15 bis 27° C.

2. Die Ergebnisse.

Auf die soeben beschriebene Weise habe ich etwa 75 Kurven aufgenommen und daraus die Werte der Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung bestimmt. Die Werte der Zeit der Abwärtsbewegung sind zur Darstellung der Geschwindigkeiten nicht brauchbar, da sie beträchtlich von der Größe der Amplituden abhängen. Im allgemeinen zeigen sie, wie ich näherungsweise für das ganze Intervall festgestellt habe, wenig Schwankungen, so daß die Geschwindigkeiten etwa der Größe der Amplituden proportional verlaufen und sich ein ähnliches Bild der Geschwindigkeitsänderung bei variabler Temperatur ergeben würde, wie es die Kurve 2 oder die dieser sehr ähnliche 1 in Fig. 2 zeigt. Die Versuche wurden mit 6 Pflanzen angestellt, die mir die Verwaltung des Berliner Universitätsgartens mit dankenswerter Bereitwilligkeit zur Verfügung stellte. Wenn ich von den Werten absehe, die Versuche mit nicht mehr recht lebensfähigen Pflanzen ergaben, so ergibt sich für das untersuchte Intervall die Wertetabelle:

Mittelwert des Temperatur-Intervalles	16	18	20	22	24	26
Geschwindigkeit der Abwärtsbewegung	4,7	6,9	10,7	7,0	11,8	13,1

Wählt man zwecks Kompensation zufälliger Fehler den Umfang der Teilintervalle doppelt so groß, so ergeben sich als Werte der Winkel 5.8, 8.8, 12.5° für 17, 21, 25° C als Mittelwerte der Intervalle. Die angenäherte Gleichheit der Differenzen je zweier aufeinanderfolgender dieser Werte besagt, daß die Ge-

schwindigkeit der Bewegung in dem daraufhin untersuchten Intervall proportional der Temperatur-Höhe ansteigt. Dieses Abhängigkeitsverhältnis ist also dem ganz ähnlich, das sich für die Ampliduden und Geschwindigkeiten der Aufwärtsbewegung einerseits und die Temperatur andererseits ergab.

3. Die Zweckmäßigkeit der Geschwindigkeitsänderung der Variationsbewegungen der Mimosa mit der Temperaturhöhe.

Die Kurven der Reaktionsgeschwindigkeit der Mimosen zeigen im allgemeinen fast denselben Verlauf wie die der Entwicklungsgeschwindigkeit, so daß zur Erklärung vieler Einzelheiten genau dieselben Argumente anzuwenden sind, wie ich sie oben eingehend dargelegt habe.

Wenn die Reizbarkeit überhaupt von Nutzen ist, so ist offenbar eine möglichste Schnelligkeit der Bewegungen das vorteilhafteste, da dann einmal der Effekt der Reizbewegung größer ist, sodann auch die Pflanze in den Stand gesetzt wird, auf schnell aufeinanderfolgende Stoßreize zu reagieren. Auffällig ist jedoch die hohe Lage des Temperaturoptimums für die Bewegungen, wie auch die beständige, allerdings im Vergleiche mit der bei niederen Temperaturen zu beobachtenden beträchtlich gehemmte Zunahme der Geschwindigkeit selbst bis zu Werten, die bei längerer Einwirkung schädliche wenn nicht tötliche Folgen zeitigen.

Warum liegt das Temperatur-Optimum so hoch? — Die Mimosa stammt aus Brasilien, wo eine Durchschnittstemperatur von + 25° C herrscht, also eine Temperatur, die die des Juli für Berlin um 6° übertrifft. Da jedoch bei Berechnung der Mitteltemperaturen auch die Nachttemperaturen in Betracht gezogen werden, die Reaktionen der Mimosa aber den Tagestemperaturen angepaßt sein müssen, da sie ja nachts in ihrer Schlafstellung verharrt, so wird die Lage des Optimalbereiches den Temperaturverhältnissen der Heimat der Pflanze angepaßt erscheinen. Die hohe Lage des Optimums ist also für diese Pflanze ebensowohl ein Oekologismus, wie es die relativ tiefe Lage (bei 27 bis 30° C) für Pflanzen nordischer Provenienz ist.

Da sich derartige Anpassungen an die klimatischen Verhältnisse der Heimat lange fast ungeschwächt vererben, so wird man pflanzen- und tiergeographische Fragen in vielen Fällen durch Bestimmung der Lage des Optimums entscheiden können.

Auffallend ist weiter, wie erwähnt, die Zunahme der Geschwindigkeit und der Amplitude der Bewegung bis zu Temperaturen, die bei längerer Einwirkung nachteilige Folgen zeitigen, eine Erscheinung, die wahrscheinlich mit der hohen Lage des Optimums zusammenhängt und dann als Oekologismus zu deuten

ist, möglicherweise jedoch in Parallele zu stellen ist zu Beobachtungen sehr schnellen Wachsens unter Bedingungen, die dauernd nicht förderlich sind: Das Optimum für die Entwicklungsgeschwindigkeit ist nicht immer das Optimum für die Lebensfähigkeit. Ähnliches gilt bekanntlich von der Einwirkung des Lichtes.

Schlußwort.

Wir sind zu dem Ergebnis gekommen, daß die betrachteten Reaktionen, so verschieden sie in anderer Hinsicht scheinen, in ihren Beziehungen zur Temperatur viel Übereinstimmendes zeigen. In allen Fällen, die ich untersuchte, gibt es einen Bereich, in dem sich die Reaktionen am lebhaftesten vollziehen: die Zone des Temperaturoptimums, die meist dem Maximum angenähert ist. Die verschiedene Lage des Optimums, die Veränderung der Werte der Reaktionen in seiner Nähe erscheint als Oekologismus, als Anpassung an die Temperaturverhältnisse, die für den betreffenden Organismus von hervorragender Bedeutung sind, d. h. z. B. für die Poikilothermen an die Temperatur des Klimas, unter dem die Art so lange gelebt hat, daß sich ihre Vertreter daran anpassen konnten. Die Gleichartigkeit der Reaktionen der Pflanzen- und poikilothermen Tiere, wie sie sich in den Kurven der Entwicklungsgeschwindigkeit der Mimosa zu erkennen gibt, darf als Argument in dem Indizienbeweise des monophyletischen Ursprungs des Pflanzen- und Tierreiches oder doch der nahen Verwandtschaft der beiden Reiche, wie der physiologischen und psychischen Reaktionen ihrer Vertreter geltend gemacht werden. Von großer Bedeutung sind derartige Untersuchungen auch für die Pflanzen- und Tiergeographie.

Literatur-Verzeichnis.

zu I.

1. Wladimir Köppen: „Wärme und Pflanzenwachstum.“ Leipziger Diss. Moskau 1870.
2. P. Bachmetjew*): „Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus.“ I. Bd. „Temperaturverhältnisse bei Insekten.“ Leipzig, 1901.
3. W. Pfeffer: „Pflanzenphysiologie II. Bd. Kraftwechsel.“ Leipzig, 1901.
4. F. Hoppe-Seyler: „Über die obere Temperaturgrenze des Lebens“. Pflügers Archiv für Physiologie. Bd. 11. 1875. p. 113—121.
5. O. Loew und Th. Bokorny: „Über das Absterben pflanzlichen Plasmas unter verschiedenen Bedingungen.“ Pflügers Archiv für Physiologie. Bd. 26. 1881. p. 53.
6. P. Bachmetjew: „Die Lage der anobiotischen Zustände auf der Temperaturkurve der Insekten.“ Biologisches Zentralblatt. 1901. Bd. 21. p. 672—675.
7. Hans Hilbrig: „Über den Einfluß supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum der Pflanzen“. Leipziger Diss. Freiburg, 1900.
8. P. Harting: „Waarnemingen over den groei der Planten en de omstandigheden die darop invloed hebben.“ Tijschrift voor naturlijke geschiedenis en physiol. uitgegev dor Van der Hooven en de Vriese. Leiden, 1842. T. IX. p. 297. Inhalt davon: Botanische Zeitschrift. 1843. p. 99—101.
9. Rauwenhoff: „Waarnemingen over den groei van den plantenstengel by dag en by nacht.“ Verslagen en meededelingen der koninkl. Akad. van wetenschappen Afdeeling Naturkunde. 2 Recks, Deel II. Amsterdam, 1867.

*) Im Herbst dieses Jahres (1907) erschien der II. Bd. der Bachmetjewschne „Experim. entomol. Studien“, der hier nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

10. Julius Sachs: „Über den Einfluß der Lufttemperatur und des Tageslichtes auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachtums (Streckung) der Internodien.“ Arb. d. bot. Inst. Würzburg. I. Bd. Heft 1. p. 99—192.
11. Oskar Prochnow: „Die Temperaturkurve der Entwicklungsgeschwindigkeit für Pflanzen und poikilotherme Tiere. (Vorläufige Publikation(“. Entomologische Zeitschrift. 1906/1907. p. 313.

zu II. 12. Julius Sachs: „Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane.“ Flora oder allg. bot. Zeitg.
Neue Reihe. XXI. Jhrgg. Regensburg, 1863. p. 449 ff.

Lebenslauf.

Geboren den 27. November 1884 zu Wendisch-Buchholz in der Provinz Brandenburg, evangelischer Konfession, besuchte ich, Paul Oskar Prochnow, 6 Jahre die Gemeindeschule meiner Heimatstadt, darauf, durch Privatunterricht für die Quarta eines Gymnasiums vorbereitet, 7 Jahre lang das Kgl. Friedrich-Wilhelms-Gymnasium zu Cottbus, das ich Ostern 1903 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Darauf studierte ich in Berlin 7 Semester hauptsächlich Zoologie und Botanik, Physik und Mathematik und Philosophie.

Von meinen Lehrern schulde ich besonderen Dank den Herren Geh. Reg.-Rat H. A. Schwarz, Prof. Frobenius, Prof. Knoblauch, Prof. M. Planck, Prof. Blasius, Geh. Reg.-Rat Riehl, Geh. Reg.-Rat F. E. Schulze, Geh. Reg.-Rat Möbius, Prof. Brauer, Geh. Reg.-Rat Schwendener, Dr. Deegener und Dr. Baur.

Am 5. März 1908 bestand ich die Promotions-Prüfung cum laude.